Hügelbauende Waldameisen (*Formica rufa*-Gruppe) Ein aktueller Überblick

Johann AMBACH

Abstract: Mound building wood ants (*Formica rufa* group) – a review. An overview about the actual status of taxonomy and social structure of wood ants is given. The distribution and endangering of the species of the *Formica rufa* group in Austria is commented. The resulting conservation measures are discussed.

Key words: *Formica* s.str., wood ants, Austria, Europe, taxonomy, ecology, conservation.

Einleitung

Die in Europa vorkommenden Arten der *Formica rufa*-Gruppe werden seit der ersten Hälfte des vergangenen Jahrhunderts intensiv erforscht. Hauptuntersuchungsgebiete waren damals die allgemeine Biologie und vor allem die Rolle der Arten bei der Bekämpfung von Forstschädlingen. Auf beinahe tausend Seiten publizierte COTTI (1963, 1995) in zwei Bänden einen Überblick über die bis 1981 verfassten Artikel über diese Gruppe. Im deutschsprachigen Raum zeugen davon das Gesamtwerk der Forscher Karl Gößwald und Dieter Otto, die beide umfassende Bücher über Waldameisen veröffentlicht haben (GÖßWALD 1989, 1990, OTTO 2005). In den Anfangsjahren war es vor allem Karl Gößwald, der zwischen 1950 und 1975 mit seiner Arbeit am Institut für angewandte Zoologie in Würzburg die Waldameisenforschung prägte. Mit seiner Ausrichtung auf die Anwendung im Forstschutz drückte er ihr auch international seinen Stempel auf.

In weiterer Folge wurde das Forschungsfeld allerdings beträchtlich erweitert. Dies ist vor allem der Verdienst von finnischen Arbeitsgruppen um Rainer Rosengren und Pekka Pamilo. Weiters widmen sich drei Arbeitsgruppen an der Universität von Lausanne um Daniel Cherix, Laurent Keller und Michel Chapuisat – oft in Kooperation mit ihren finnischen Kollegen – der Erforschung vieler Aspekte der Waldameisenbiologie . Neben verhaltensbiologischen Studien war es vor allem die Soziobiologie der Arten, die mit immer neuen, der Zeit angepassten Forschungsmethoden untersucht wurde. Insbesondere den Ursachen und zugrunde liegenden Faktoren von Polygynie und Polydomie wurde mit Hilfe genetischer Methoden nachgegangen (vgl. ROSENGREN & PAMILO 1983, CHERIX et al. 1991, 1993, ROSENGREN et al. 1993, CHAPUISAT et al. 1997, SUNDSTRÖM et al. 2005).

Aber auch auf den Gebieten der Taxonomie und Systematik wurde intensiv weitergeforscht. Neben den morphologischen Arbeiten von SEIFERT (1991a, b, 1996, 2003) und aktuellen genetischen Arbeiten über die Abgrenzung der Arten und deren Ausbreitung nach der Eiszeit (GOROPASHNAYA et al. 2004a, b) wurden auch neue Erkenntnisse über Hybridisierungen bei Ameisen erarbeitet (Seifert 1999, SEIFERT & GOROPASHNAYA 2004). In den letzten Jahren widmete sich Anita Christina Risch von der Eidgenössischen Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft den Einflüssen, die Waldameisen durch ihre Tätigeiten auf das Ökosystem Wald haben (RISCH et al. 2005).

Man sieht, es gab in den letzten Jahren eine Reihe von neuen Erkenntnissen, die nicht nur in den spezifischen Forschungsbereichen von Interesse sind, sondern auch in die Planung von Schutzmaßnahmen mit einbezogen werden sollten. Vieles davon wird in der verfügbaren deutschsprachigen Literatur über Waldameisen (GÖßWALD 1989, 1990, OTTO 2005) nicht genannt, sondern findet sich teilweise nur bei SEIFERT (2007). Dieses Buch behandelt allerdings die gesamte Ameisenfauna Mittel- und Nordeuropas und kann so den Waldameisen nicht so viel Platz widmen. Der folgende Überblick soll diese Lücke teilweise füllen.

Taxonomie

In Österreich findet man 12 Arten der Gattung *Formica*, die regelmäßig Hügelnester anlegen. Neben den Vertretern der *Formica rufa*-Gruppe sind dies die sehr seltene *Formica truncorum* (Abb 1a, b) und die Vertreter der Gruppe der Kerbameisen (Subgenus *Cop-*

Denisia **25**, zugleich Kataloge der oberösterreichischen Landesmuseen Neue Serie **85** (2009): 93–106

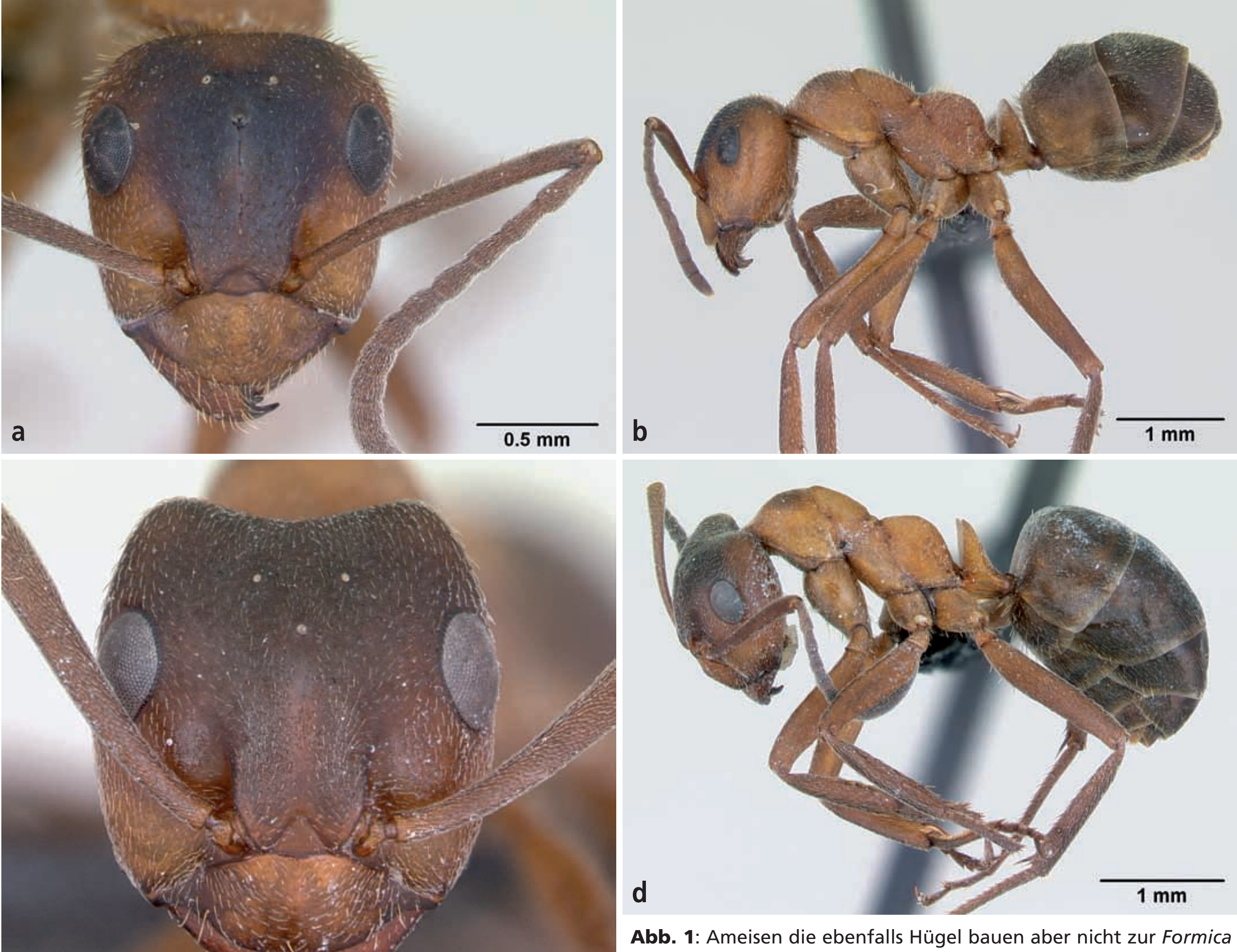


Abb. 1: Ameisen die ebenfalls Hügel bauen aber nicht zur *Formica rufa*-Gruppe gehören. (a, b) *Formica truncorum*, (c,d) *Formica exsecta*. Fotos: April Nobile (www.antweb.org).

toformica, Abb. 1c, d), zu denen ebenfalls einige nur von vereinzelten Fundpunkten bekannte Arten gehören. Die Unterscheidung von diesen ist relativ leicht durch die unterschiedliche Länge der Fühlerglieder bei *F. truncorum* einerseits und durch den eingekerbten Kopf bei den *Coptoformica*-Arten andererseits. Viel schwieriger ist die Unterscheidung der Arten innerhalb der *Formica rufa*-Gruppe. Sie bereitet den Taxonomen schon sehr lange große Schwierigkeiten, da es Überschneidungen bei wichtigen Merkmalen gibt und jede Region ihre eigenen Problemfälle zu haben scheint. Die wichtigsten Merkmale sind bei den Arbeiterinnen dieser Gruppe die Behaarung des Hinterrandes des Kopfes und verschiedener Regionen des Thorax.

Der schon bald erkannten Variationsbreite versuchten frühe Bearbeiter durch ein kompliziertes System von beschriebenen Übergangsformen gerecht zu werden (z.B. Forel 1874, 1915, Gößwald 1942). Erst Yarrow (1955) und Betrem (1960) schufen mit ihren Revisionen ein System, das von den meisten Ameisentaxonomen akzeptiert und angewendet wurde. Seifert (1991b) zog dann noch die umstrittene stark behaarte Form *Formica nigricans* ein. Trotz der bestehenden Einteilung in akzeptierte Arten waren die Schwierigkeiten, die bei der Bestimmung von Individuen bestimmter Populationen durch überlappende Merkmale auftauchten nicht beseitigt. Es wurden immer wieder Diskussionen geführt, ob es nicht doch zusätzliche Arten geben könnte und wie mit den Schwierigkeiten durch die vorhandenen Übergänge in der Gruppe umgegangen werden sollte (Vepsäläinen & Pisarski 1981, Collingwood & Agosti 1986). Erste enzymgenetische Untersuchungen zeigten außerdem, dass alle Arten miteinander sehr nahe verwandt waren (Pamilo et al. 1979). Diese Ergebnisse wurden erst vor kurzem (Goropashnaya et al. 2004a) durch Untersuchungen der mitochondrionalen DNA bestätigt.

Ein Erfolg der enzymelektrophoretischen Methoden, die in den 1980er und 1990er Jahren vermehrt bei Studien über Ameisen angewandt wurden, war auch der Nachweis einer neuen Art in der *Formica rufa*-Gruppe. Bei Untersuchungen von Populationen von *Formica lugubris* und *Formica aquilonia* aus der Schweiz, Großbritannien, Irland und Finnland wurde festgestellt, dass im untersuchten Material aus der Schweiz eine dritte, noch unbekannte Art vorhanden sein muss (PAMILO et al. 1992). SEIFERT (1996) hat daraufhin die morphologischen Unterschiede herausgearbeitet und die Art beschrieben. Eigentlich war Heinrich Kutter schon 1960, als er bei einer großen Umsiedlungsaktion von Waldameisen in Italien Königinnenmaterial kontrollierte, auf bestehende Unterschiede in der Behaarung von *Formica lugubris*-Vorkommen aufmerksam geworden. Davon angeregt hatte er variationsstatistische Untersuchungen an einer großen Anzahl von Weibchen aus der Schweiz durchgeführt (KUTTER 1967). Die festgestellten Unterschiede waren für ihn aber noch nicht Anlass genug eine neue Art zu beschreiben (KUTTER 1977). Die Unterscheidung von *Formica paralugubris* von ihrer Zwillingsart *Formica lugubris* ist anhand weiblicher Geschlechtstiere relativ leicht möglich, bei den Arbeiterinnen sind jedoch aufwändige Messungen und Berechnungen an mehreren Individuen notwendig, um zum richtigen Ergebnis zu gelangen (SEIFERT 1996, BERNASCONI et al. 2006).



Abb. 2: Nestbau bei Waldameisen. (a) Ein ca. 1,80 m hoher Nesthügel von *Formica polyctena*. Zum Größenvergleich ein gänzlich ausgezogenes Stativ. (b) Arbeiterinnen beim Transport von Nestmaterial. Fotos: (a) Johann Ambach, (b) Eduard Ottinger.

Neue Studien in der Schweiz mit nuklear-genetischen Methoden haben zur Annahme geführt, dass es dort noch eine neue kryptische Waldameisenart gibt (BERNASCONI et al. 2008). Aufgrund dieser Erkenntnisse stellen die Autoren die Notwendigkeit neuer Methoden zur Artbestimmung fest, da diese in der *Formica rufa*-Gruppe bei bestimmten Artenpaaren äußerst zeitaufwändig ist.





Abb. 3: Nestverbände von *Formica polyctena*. Fotos: Johann Ambach.

In den 1990er Jahren wurde aus dem schon länger gehegten Verdacht, dass es in der *Formica rufa*-Gruppe zu Hybridisierungen kommt, Gewissheit. SEIFERT (1991a) stellte durch die Auswertung morphologischer Daten von Arbeiterinnen aus 432 Nestern des sogenannten *Formica rufa*-Komplexes (*F. rufa* und *F. polyctena*) fest, dass in der Oberlausitz drei unterschiedliche Behaarungsphänotypen existieren. Den intermediären Typ interpretierte er als Hybrid zwischen den beiden Arten. Auch CZECHOWSKI (1993a, b, 1996) konnte für Polen die Existenz von Hybriden nachweisen und SORVARI (2006) vermutet, dass es sich bei einer von ihm in Finnland untersuchten Form um einen Hybrid zwischen *Formica polyctena* und *Formica aquilonia* handeln könnte. Auf diese hatte schon Rainer Rosengren (ROSENGREN 1977a, b) hingewiesen und sie wurde einmal sogar als *Formica grankullensis* in der Literatur angeführt, obwohl nie eine Beschreibung der Art erfolgt ist (ROSENGREN et al. 1987).

In den letzten Jahren wurden immer mehr Hybriden bei Ameisen nachgewiesen (SEIFERT 1999, SEIFERT & GOROPASHNAYA 2004, FELDHAAR et al. 2008). Alleine in der *Formica rufa*-Gruppe sind inzwischen 5 Kombinationen bekannt (*F. rufa* x *F. polyctena*, *F. lugubris* x *F. rufa*, *F. pratensis* x *F. lugubris*, *F. polyctena* x *F. aquilonia*, *F. aquilonia* x *F. lugubris*) Nur mit *Formica paralugubris* wurden bisher noch keine Hybriden festgestellt. Aufgrund der besonderen Vermehrungsstrategie bei Ameisen durch haploide Männchen und diploide Weibchen, können von artfremden Männchen begattete Weibchen trotzdem reines Erbgut ihrer Art durch ihre männlichen Nachkommen weitergeben. Dieser Vorgang wird in der Literatur als Spermiendiebstahl (FELDHAAR et al 2008) oder Kleptogamie (SEIFERT 1999) bezeichnet, da die Weibchen den Spermienvorrat dazu nützen, Arbeiterinnen zur Verfügung zu haben, die ihre männlichen Nachkommen aufziehen. Soweit bisher bekannt ist, bleiben die Artgrenzen trotz der oft sehr hohen Hybridisierungsraten aufrecht, da in der nächsten Generation oft keine weiblichen Geschlechtstiere gebildet werden oder diese nicht fertil sind.

Sozialsystem

Ähnlich kompliziert wie die taxonomischen Verhältnisse sind die unterschiedlichen Ausprägungen der sozialen Struktur und der Verbreitungsmechanismen bei Waldameisen (vgl. SEIFERT 2007, DIETRICH & STEINER 2009 in diesem Band). Man findet bei den Arten der *Formica rufa*-Gruppe sowohl Nester mit nur einer Königin (monogyn) als auch Nester mit vielen Königinnen (polygyn), die oft immense Ausmaße annehmen können (Abb. 2). Polygyne Arten bilden häufig Nestverbände (Abb. 3a, b), die aus mehreren Nestern bestehen und in Sonderfällen mehrere tausend Nester umfassen können (CHERIX & BOURNE 1980, CHERIX et al. 1991, 1993, NEŠPOR & NEŠPOROVÁ 2004) Man hat bisher bei allen Arten beide Formen vorgefunden, allerdings mit unterschiedlicher Häufigkeit. So sind *Formica aquilonia*, *F. paralugubris* und *F. polyctena* vorwiegend polygyn wohingegen *F. pratensis* und *F. rufa* vorwiegend monogyn sind (BEYE et al. 1998, GYLLENSTRAND et al 2004). Bei *Formica lugubris* ist die Situation noch etwas komplizierter. Sie kommt in Skandinavien und Großbritannien ausschließlich in der monogynen Form vor, in Mitteleuropa hingegen gibt es sowohl Populationen, in denen Nester mit nur einer Königin überwiegen, als auch sol-



Abb. 4:*Formica polyctena* beim Tragen einer Nestgenossin beim Umzug. Foto: Eduard Ottinger.

che die polygyn sind (BERNASCONI et al. 2005). In diesen Fällen kann *Formica lugubris* sogar sehr große Kolonien ausbilden.

Zur Gründung neuer Nester können von den Waldameisen zwei unterschiedliche Strategien verfolgt werden. Begattete Waldameisenweibchen können selbstständig keine neuen Nester gründen. Dies geschieht entweder sozialparasitisch bei Arten der *Serviformica*-Gruppe oder bei polygynen Völkern durch Nestteilung. Dabei wird von den Arbeiterinnen eines Nestes ein neuer Neststandort ausgekundschaftet und dann übersiedelt ein Teil des Volkes dorthin (Abb. 4). Dies kann zu den oben erwähnten Nestverbänden führen. Oft bleibt der Kontakt zwischen den einzelnen Nestern weiterhin aufrecht und es kommt regelmäßig zum Austausch von Individuen. Solche Ansammlungen von Nestern werden Superkolonien genannt und sind von einigen Arten bekannt. Unter anderem sind es einige invasive Arten, die dazu imstande sind (vgl. RABITSCH 2009 in diesem Band).

Bei *Formica paralugubris* einer hoch polygynen Art sind beide Formen der Vermehrung ausgeprägt, allerdings mit unterschiedlicher Häufigkeit. Einerseits kommt es bei einem sehr hohen Prozentsatz der Weibchen zu einer Begattung am Nest oder in dessen Nähe mit anschließender Aufnahme in das Mutternest, andererseits gibt es aber auch eine kleine Anzahl von weiblichen Geschlechtstieren, die einen Schwarmflug vollführen und dann versuchen in der weiteren Umgebung sozialparasitisch ein Nest zu gründen (CHERIX et al. 1991, 1993, CHAPUISAT et al. 1997). Bei *Formica polyctena* wurden ähnliche Verhältnisse beobachtet. Laut SEIFERT (2007) kommt es bei weniger als 5 % der begatteten Weibchen zu einem Ausbreitungsflug.

Es hat sich gezeigt, dass Monogynie, Polygynie und Polydomie in den verschiedenen Arten sehr unterschiedlich entwickelt sind. Prinzipiell sind bei allen Arten alle Ausprägungen möglich, sie kommen nur mit unterschiedlicher Häufigkeit vor. Besonders interessant wäre es herauszufinden, was den Übergang eines monogynen Volkes zur Polygynie bewirkt. Es ist schon bei einigen Arten festgestellt worden, dass dieser Übergang regelmäßig passiert (z.B. ZHU et al. 2003). Die zugrunde liegenden Faktoren sind leider zur Zeit noch nicht bekannt. Dies wäre vor allem aus Sicht des Naturschutzes für die Einschätzung der Erfolgsaussichten von Wiederbesiedlungen von Bedeutung.

Verbreitung und Gefährdung in Österreich

In Österreich sind alle der in Europa vorkommenden Arten der *Formica rufa*-Gruppe nachgewiesen. Die folgende Auflistung mit den Angaben zu ihrer Biologie und Höhenverbreitung beruht großteils auf österreichischen Untersuchungen von AMBACH (1992, unveröffentlicht), GLASER (2001, 2005, 2006, 2008), SCHLICK-STEINER et al. (2003) und DIETRICH (2001). Zusätzlich wurden Angaben von EICHHORN (1964) und SEIFERT (2007) verwendet. Die dabei angeführte kurze Beschreibung der Merkmale der einzelnen Arten gilt nur für besonders typische Exemplare. Auf die Schwie-



Abb. 5: Der *Formica rufa*-Komplex: (a, b) *Formica rufa*, (c, d) *Formica polyctena*. Fotos: April Nobile (www.antweb.org).

rigkeiten bei der Bestimmung und die vielen Übergangsformen wurde im Kapitel Taxonomie ausführlich hingewiesen. Eine eindeutige Bestimmung ist oft nur mit Hilfe eines guten Binokulars bei hoher Vergrößerung möglich.

Die Gefährdungssituation der Arten wird in den einzelnen Bundesländern unterschiedlich bewertet (RABITSCH et al 1999, SCHLICK-STEINER et al. 2003, GLASER 2005, AMBACH in Vorbereitung). Für Österreich kann man davon ausgehen, dass bei den im Gebirge vorkommenden Arten keine Gefährdung vorliegt, wohingegen bei den Tieflandarten starke regionale Unterschiede erkennbar sind. Generell muss festgehalten werden, dass hügelbauende Waldameisen durch ihre Standortgebundenheit bei intensiver Forstwirtschaft schnell Beeinträchigungen erleiden, die zum Verschwinden der Art in diesen Bereichen führen kann. In den Tiroler Tälern werden *Formica rufa* und vor allem *F. polyctena* beispielsweise nur selten gefunden. Dies ist einerseits auf den hohen Besiedlungsgrad und die starke Nutzung des Talbodens durch Land- und Forstwirtschaft zurückzuführen. Andererseits stoßen die Gebirgsarten relativ weit in niedere Lagen vor und reduzieren auf diese Weise noch einmal den potentiell möglichen Lebensraum von *Formica rufa* und *F. polyctena*. In solchen Gegenden kann von einer Gefährdung ausgegangen werden, allerdings auf niedrigem Niveau (GLASER mündl. Mitt.).

Formica rufa (Abb 5a, b) ist von *Formica polyctena* anhand von Exemplaren mit nicht deutlich ausgeprägten Merkmalen nur schwer zu unterscheiden, außerdem kann es in stark fragmentierten Lebensräumen zu Hybridisierungen der beiden Arten kommen, die sogar recht häufig auftreten können (SEIFERT 1991a, CZECHOWSKI 1993, 1996). Gut ausgeprägte Exemplare erkennt man am unbehaarten Kopfhinterrand und dem behaarten Mesonotum. Die weiblichen Geschlechtstiere haben einen glänzenden Hinterleib ohne Punktgrübchen. Aufgrund der möglichen Hybridisierungen muss man bei der Interpretation von Daten vorsichtig sein. Die Art kommt bei uns vor allem in monogynen Populationen vor, obwohl auch schon polygyne Nestverbände festgestellt wurden. GYLLENSTRAND et al. (2004) fanden







Abb. 6: *Formica pratensis*. Fotos: April Nobile (www.antweb.org).

durch genetische Analysen heraus, dass es mehr polygyne Vorkommen gibt als bisher angenommen wurde. Diese zeichnen sich allerdings durch eine weitaus geringere Königinnenzahl als *Formica polyctena* aus. Vor allem aus Naturschutzsicht wären genauere Daten über die Verteilung von monogynen und polygynen Vorkommen, im Hinblick auf deren möglicherweise unterschiedliches Ausbreitungspotential sehr wünschenswert. Die Art kommt bei uns nur bis in Höhen von 1500 m vor und findet sich selten in geschlossenen Wäldern sondern besiedelt bevorzugt Waldränder.

Formica polyctena (Abb. 5c, d) ist die heimische Waldameise, die die größten Hügelnester baut (Abb. 2a). Derartige Nester und auch die oft vorhandenen großen Nestverbände weisen auf eine hohe Zahl von Königinnen in Völkern dieser Art hin. Monogyne Nester, die durch sozialparasitische Gründung entstanden sind findet man nur sehr selten. Die Art besiedelt vor allem das Innere von Wäldern. So große Nester wie das in Abb. 2a gezeigte befinden sich meist in sehr dichten und dunklen Beständen. Aufgrund der Stoffwechselwärme der Ameisen sind diese Nester von der Einstrahlung der Sonne zum Erwärmen ihrer Nester unabhängig. In den Bergen geht *Formica polyctena* bis in Höhen von 1200 m. Im Unterschied zu *Formica rufa* ist *F. polyctena* sowohl am Hinterhauptrand als auch am Mesonotum unbehaart oder man findet nur vereinzelte Haare. Die weiblichen Geschlechtstiere unterscheiden sich hingegen kaum, sie besitzen ebenfalls einen stark glänzenden Hinterleib ohne Punktgrübchen.

Formica pratensis (Abb. 6) zeichnet sich durch eine starke Behaarung von Kopf und Thorax, sowie einen sehr dunklen, klar abgegrenzten Fleck auf dem Mesonotum aus. Typisch für die Art ist das eher matte Erscheinungsbild vor allem am Kopf der Arbeiterinnen und am gesamten Körper bei den weiblichen Geschlechtstieren. Bei nicht eindeutig ausgeprägten Exemplaren und in höheren Lagen ist eine Verwechslung mit *Formica lugubris* möglich (SEIFERT & GOROPASHNAYA 2004). Die Art findet man in Österreich bis ungefähr 1300 m vor allem auf warmen Wiesenstandorten außerhalb von Wäldern und oft in der Nähe von Gehölzen. Die Nester sind meist monogyn, allerdings kommt regelmäßig der Übergang zu polygynen Völkern vor. In seltenen Fällen werden auch polydome Kolonien ausgebildet.

Formica aquilonia (Abb. 7a, b) ist durch eine eher spärliche Behaarung des Kopfes und des Mesonotums gekennzeichnet. Die weiblichen Geschlechtstiere besitzen deutliche Punktgrübchen am sonst glänzenden Hinterleib. Die Art ist im Gegensatz zu den drei bisher besprochenen Vertretern der *Formica rufa*-Gruppe eine boreomontane Art, die ein zweigeteiltes Verbreitungsgebiet



Abb. 7: Der *Formica aquilonia*-Komplex: (a, b) *Formica aquilonia*, (c, d) *Formica lugubris*. Fotos: April Nobile (www.antweb.org).

besitzt. Sie kommt einerseits in den nördlichen Teilen Europas vor und andererseits in den höheren Lagen Mitteleuropas, wobei sie in den Schweizer Alpen ihre westliche Ausbreitungsgrenze erreicht. GLASER (2005, 2006) fand sie in Vorarlberg und Tirol in Höhenlagen zwischen 800m und knapp 2000 m. SEIFERT (2007) gibt an, dass sie bis 2400m vorkommen kann. Neben ihrem ostalpinen Verbreitungsgebiet wurde vor kurzem in Mitteleuropa eine sehr große Kolonie in Tschechien im Blansker Wald, einem Ausläufer des Böhmerwaldmassives, gefunden (NEŠPOR & NEŠPOROVÁ 2004). Bisher wurden sowohl in Österreich als auch in den anderen Teilen ihres Verbreitungsgebietes nur polygyne und meist hoch polydome Vorkommen nachgewiesen. Im Gegensatz zu *Formica polyctena* und *Formica paralugubris* wurde bisher keine Fernausbreitung mit anschließender sozialparasitischer Koloniegründung nachgewiesen. Ein völliges Fehlen dieser Strategie ist aufgrund der schnellen postglazialen Verbreitung und dem riesigen palaearktischen Verbreitungsgebiet allerdings nicht vorstellbar (SEIFERT 2007).

Formica lugubris (Abb. 7 c, d) ist ebenso wie die vorher behandelte Art auf höhere Lagen beschränkt. Neben den Alpen, wo sie zwischen 900 m und 2100 m vorkommt, findet man sie auch in den höheren Lagen des Mühl- und Waldviertels. Sie ist sowohl am Kopf als auch am Mesonotum stärker behaart als *Formica aquilonia*. Aber auch bei ihr besitzen die weiblichen Geschlechtstiere einen glänzenden Hinterleib mit deutlichen Punktgrübchen. Die Art kommt in Mitteleuropa sowohl in monogynen als auch polygynen Populationen vor. Über die Verhältnisse in Österreich ist nur wenig bekannt (GLASER, DIETRICH mündl. Mitt.). Sie wurde allerdings oft gemeinsam mit den beiden anderen im Gebirge vorkommenden Arten *F. aquilonia* und *F. paralugubris* gefunden. Dabei war es fast immer so, dass *F. lugubris* an den Randbereichen auftrat und die beiden anderen Arten eher das Waldinnere besiedelten (GLASER 2006, DIETRICH 1999)

Formica paralugubris ist wie oben schon erwähnt erst sehr spät beschrieben worden (SEIFERT 1996). Bei den Arbeiterinnen ist eine Unterscheidung von *Formica lu-*



Abb. 8: *Formica polyctena* beim Nahrungserwerb. Foto: Eduard Ottinger.

gubris nur schwer und mit aufwändigen Messungen möglich. Deshalb wurde auf eine Abbildung der Art verzichtet. Die weiblichen Geschlechtstiere können durch die kurze und dicke Behaarung am Propodeum jedoch relativ einfach bestimmt werden. Die Art kommt in Österreich nur in den Bundesländern Tirol (hier nur in den westlichen Landesteilen) und Vorarlberg vor und ist auf Höhenlagen zwischen 1100 m und 2000 m beschränkt. Über die genaue Koloniestruktur in Österreich ist nur wenig bekannt, allerdings wurden öfters polydome Nestverbände gefunden. So große Kolonien wie in der Schweiz (Cherix & Bourne 1980) wurden allerdings bisher nicht festgestellt. *F. paralugubris* wurde häufig gemeinsam mit *F. lugubris* nachgewiesen, wobei sich *F. paralugubris* dabei tendenziell mehr im Inneren von Wäldern aufhält und *F. lugubris* in den Randbereichen (Glaser 2006). In Vorarlberg scheint die Art genauso wie in den italienischen Alpen häufiger zu sein als *Formica lugubris* (Glaser mündl. Mitt., Bernasconi et al 2006).

Notwendigkeit von Schutzmaßnahmen

Ameisen – und besonders Waldameisen durch ihre in manchen Bereichen oft sehr hohen Nest- und Individuendichten – haben großen Einfluss auf die Lebensräume, in denen sie vorkommen. Als bedeutende Prädatoren (Abb. 8), als Konkurrenten von anderen Räubern sowie durch die sehr spezifischen trophobiotischen Beziehungen zu Pflanzenläusen beeinflussen sie die Dichte und Artenzusammenzusatzung der Insektengemeinschaft in hohem Maße (Horstmann 1970, Laakso & Setälä 2000, Stadler & Dixon 2008). Sie haben außerdem großen Einfluss auf den Boden (Risch et al. 2005) und die Zusammensetzung der Pflanzengemeinschaft (Gorb & Gorb 2003, Mayer 2009 in diesem Band).

Diesen teilweise schon lange bekannten Eigenschaften der Waldameisen war es zu verdanken, dass sie in Mitteleuropa schon früh geschützt, sogar vermehrt und in nicht von ihnen besiedelten Lebensräumen angesiedelt wurden (künstliche Ablegerbildung vgl. Cotti 1963, Gößwald 1989, 1990). Diese Bemühungen wurden in Deutschland (Gößwald 1990), Italien (Pavan 1957), Schweiz (Kutter 1961) und auch Österreich (Egger 1990, 1991) in größerem Umfang und teilweise in Zusammenarbeit mit den Forstbehörden durchgeführt. Obwohl es schon bald Untersuchungen gab, die diese Vorgehensweise kritisch hinterfragten und deren Erfolg bezweifelten (z.B. Schwerdtfeger 1970), wurde sie bis Anfang der 1990er Jahre als Maßnahme des biologischen Forstschutzes propagiert. Eine Vielzahl von Kontrollen dieser Bemühungen hat inzwischen ergeben, dass die geplanten Ziele nicht erreicht wurden und dass die Eingriffe durch Entnahme von Nestmaterial für die Ablegerbildung teilweise sogar schädigende Auswirkungen auf bestehende Waldmeisenvorkommen hatten (Körschgen 1982, Zink 1987, Travan 1994, Fecht 1997, Ambach 1998). Dies hat dazu geführt, dass zumindest die groß angelegten Projekte nicht mehr weitergeführt wurden.

Auch die von Karl Gößwald gegründete Deutsche Ameisenschutzwarte konzentriert sich seit einigen Jahren bei ihren Bemühungen zum Schutz von Waldameisen vor allem auf Kartierungen, Notumsiedlungen und Öffent-



Abb. 9: Pervertierter Ameisenschutz. Hier versucht ein „Ameisenheger" Waldameisen durch das Eingraben eines Nestkerns zum Bau eines hohen „natürlichen" Hügels zu bewegen. Das individuenreiche *Formica polyctena*-Nest liegt den Großteil des Tages in der Sonne und es besteht für die Ameisen keine Notwendigkeit in die Höhe zu bauen. Nester an solchen Standorten haben meist einen flachen Hügel. Fotos: Johann Ambach.

lichkeitsarbeit. Nester werden nur dann geschützt, wenn sie bedroht sind, in den seltensten Fällen werden Schutzhauben verwendet. Im Gegensatz zu dieser allgemeinen Entwicklung ist in manchen Gegenden in Österreich wieder ein Anstieg von künstlichen Ablegerbildungen und schon überwunden geglaubter „Schutzmaßnahmen" – vor allem auf Initiative von Einzelpersonen – zu erkennen (AMBACH unveröffentlicht). Die „Lehrbücher" dafür sind teilweise immer noch im Buchhandel erhältlich (GÖßWALD 1989, 1990, RUPPERTSHOFEN 1995). Der Gedanke, dass man Waldameisen vor allen schädigenden Einflüssen bewahren und wenn möglich unterstützen muss, ist immer noch weit verbreitet (vgl. Abb. 9). Vor allem das Bild von Ameisenhügeln unter Nestschutzhauben ist in der Allgemeinheit derartig stark verankert, dass immer wieder welche aufgestellt werden. Aufgrund mangelnder Kontrolle und Pflege derselben kann es dann erst recht zu Beeinträchtigungen des Nestes oder sogar zum Absterben kommen (Abb. 10).

Zur Zeit ist vor allem für die in den tieferen Lagen vorkommenden Arten eine gewisse Gefährdung zu erkennen, die in der Reduktion und Fragmentierung ihres Lebensraumes begründet ist und zum Teil auch durch intensiv betriebene Forstwirtschaft hervorgerufen wird. Durch die zunehmende Fragmentierung ihres Lebensraumes sind besonders polygyne Populationen mit sehr geringer Tendenz zur Ausbreitung durch abfliegende Weibchen gefährdet (GYLLENSTRAND & SEPPÄ 2003, MÄKI-PETÄYS et al. 2005, SEPPÄ 2008, CRIST 2008). In der Oberlausitz wird die Fragmentierung als Grund für den hohen Grad von Hybridisierungen zwischen *Formica rufa* und *Formica polyctena* angesehen (SEIFERT 1991 a). All dies weist auf die Notwendigkeit hin, genaue Daten über die heimischen Populationen unserer Waldameisenarten zu erheben. Vor allem in Hinsicht auf die Verbreitung von Monogynie und Polygynie bei *Formica rufa*, *Formica pratensis* und *Formica lugubris* besteht Nachholbedarf. Waldameisen sollten wieder ver-



Abb. 10: Ameisenschutzbauten die ihrem Sinn nicht entsprechen. Ohne entsprechende Pflege kann es zu einer Gefährdung der geschützten Nester kommen. Fotos: Johann Ambach.

stärkt in den Fokus des Naturschutzes rücken (vgl. auch GLASER 2009, in diesem Band).

Konkrete Nestschutzmaßnahmen sind allerdings nur in den wenigsten Fällen erforderlich, wie beispielsweise bei intensiver Beeinträchtigung durch Wildschweine oder Weidevieh. Vermehrungsprojekte, wie sie zur Zeit im Bundesland Salzburg wieder anlaufen, sind hingegen generell zu unterlassen. Inzwischen ist aus vielen Untersuchungen hinlänglich bekannt, dass meist keine bleibende Ansiedlung erreicht wird und dass aufgrund des geringen Wirkungsgrades einzelner Nester kein Erfolg für den Forstschutz zu erwarten ist. Deshalb sollten alleine aus Sicht des Naturschutzes bei einer geschützten Art derartige Eingriffe verboten sein.

Zusammenfassung

Es wird ein Überblick über den aktuellen Stand der Waldameisentaxonomie, der sozialen Struktur von Waldameisennestern, sowie die Verbreitung und Gefährdung der Arten in Österreich gegeben. Die aus diesen Ergebnissen resultierenden, geeigneten Schutzmaßnahmen für die Arten werden diskutiert.

Literatur

AMBACH J. (1992): Die Waldameisen des Sengsengebirges – Ein erster Überblick. — Unveröffentlichte Studie im Auftrag des Vereins Nationalpark Kalkalpen: 1-32.

AMBACH J. (1998): Effizienzkontrolle der Waldameisenhege in Oberösterreich. — Unveröffentlichter Endbericht für die Naturschutzabteilung des Landes Oberösterreich: 1-56.

BERNASCONI C., MAEDER A., CHERIX D. & P. PAMILO (2005): Diversity and genetic structure of the wood ant *Formica lugubris* in unmanaged forests. — Ann. Zool. Fennici 42: 189-199.

BERNASCONI C., MAEDER A., FREITAG A. & D. CHERIX (2006): *Formica paralugubris* (Hymenoptera: Formicidae) in the Italian Alps from new data and old data revisited. — Myrmecologische Nachrichten **8**: 251-256.

BERNASCONI C., PAMILO P. & D CHERIX (2008): Genetic markers for species identification: a new cryptic species of wood ant in the Swiss Alps? — Contribution to YSC Davos 2008. Thematic topic: Natural & Environmental Sciences.

BETREM J.G. (1960): Über die Systematik der *Formica rufa*–Gruppe. — Tijdschrift voor Entomologie **103**: 51-81.

BEYE M., NEUMANN P., CHAPUISAT M., PAMILO P. & R.F.A. MORITZ, 1998. Nestmate recognition and the genetic relatedness of nests in the ant *Formica pratensis*. — Behavioral Ecology and Sociobiology **9**: 67-72.

CHAPUISAT M., GOUDET J. & L. KELLER (1997): Microsatellites reveal high population viscosity and limited dispersal in the ant *Formica paralugubris*. — Evolution **51**: 475-482.

CHERIX D. & J.D. BOURNE (1980): A field-study on a super-colony of the red wood ant *Formica lugubris* ZETT. in relation to other predatory arthropodes (spiders, harvestmen and ants). — Revue Suisse de Zoologie **87**(4): 955-973.

CHERIX D., CHAUTEMS D., FLETCHER D.J.C., FORTELIUS W., GRIS G., KELLER L., PASSERA L., ROSENGREN R., VARGO E.L. & F. WALTER (1991): Alternative reproductive strategies in *Formica lugubris* ZETT. (Hymenoptera, Formicidae). — Ethology Ecology & Evolution **1**: 61-66.

CHERIX D., FLETCHER D.J.C., CHAUTEMS D., FORTELIUS W., GRIS G., KELLER L., ROSENGREN R., VARGO E.L. & F. WALTER (1993): Attraction of the sexes in *Formica lugubris* ZETT. (Hymenoptera, Formicidae). — Insectes Sociaux **40**: 319-324.

COLLINGWOOD C.A. & D. AGOSTI (1986): Taxonomy and Zoogeography of the *Formica rufa* species-group. Supplement to the workshop „Taxonomy and Zoogeography of the *Formica rufa* species-group". — Proceedings of the tenth Congress of the International Union for the Study of Social Insectes, München: 1-17.

COTTI G. (1963): Bibliografia ragionata 1930-1961 del gruppo *Formica rufa*. In Italiano, deutsch, english. — Collana Verde 8: 1-413.

COTTI G. (1995): Bibliografia ragionata 1962-1981 del gruppo *Formica rufa*. In Italiano, francais, deutsch. — Istituto di Entomologia dell' Universita di Pavia, Centro Interdisciplinare die Bioacustica e di Ricerche Ambientali, Roma: 1-520.

CRIST T. O. (2008): Biodiversity, species interactions, and functional roles of ants (Hymenoptera, Formicidae) in fragmented landscapes: a review. — Myrmecological News **12**: 3-13.

CZECHOWSKI W. (1993a): Mixed colonies of red wood ants (Hymenoptera, Formicidae). — Annales Zoologici **44**: 27-41.

CZECHOWSKI W. (1993b): Hybrids in red wood ants (Hymenoptera, Formicidae). — Annales Zoologici **44**: 43-53.

CZECHOWSKI W. (1996): Colonies of hybrids and mixed colonies; interspecific nest takeover in wood ants (Hymenoptera, Formicidae). — Memorabilia Zoologica **50**:1-116.

DIETRICH C.O. (2001): Erfassung der Ameisen (Hymenoptera: Formicidae) im Rahmen des LIFE-Projektes Wildnisgebiet Dürrenstein (Niederösterreich). —In: C. LEDITZNIG (Hrsg.): Life-Projekt Wildnisgebiet Dürrenstein, Forschungsbericht. Amt der Niederösterreichischen Landesregierung, St. Pölten: 231-258.

DIETRICH C. & E. STEINER (2009): Das Leben unserer Ameisen – ein Überblick. — Denisa **25**: 7-36.

EGGER A. (1990): Künstliche Ameisenvermehrung der *Formica polyctena* FOERST. (Kleine Waldameise) über Ablegerbildung in Oberösterreich. — Waldhygiene **18**: 65-92.

EGGER A. (1991): Waldameisen. Merkmale – Lebensweise – künstliche Vermehrung. — Fortschutz-Merkblätter **9**: 1-59.

EICHHORN O. (1964): Zur Verbreitung und Ökologie der hügelbauenden Waldameisen in den Ostalpen. — Zeitschrift für angewandte Entomologie **54**: 253-289.

FECHT K. (1997): Forschungsprojekt Waldameise. Populationsdynamische Langzeituntersuchungen an hügelbauenden Waldameisen. — Schutzgemeinschaft Deutscher Wald für die Stiftung Landesgirokasse: Natur und Umwelt, Stuttgart: 1-264.

FELDHAAR H., FOITZIK S. & J. HEINZE (2008): Lifelong commitment to the wrong partner: hybridization in ants. — Phil. Trans. R. Soc. B **36**3: 2891-2899.

FOREL A. (1874): Les fourmis de la Suisse. Systématique. Notices anatomiques et physiologiques. Architecture. Distribution géographique. Nouvelles expériences et observations de moeurs. — Neue Denkschriften der Allgemeinen Schweizerischen Gesellschaft für die gesammten Naturwissenschaften **26**: 1-452.

FOREL A. (1915): Fauna insectorum helvetiae. Hymenoptera. Formicidae. Die Ameisen der Schweiz. — Beilage zu Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft **7/8**: 1-77.

GLASER F. (2001): Die Ameisenfauna Nordtirols - eine vorläufige Checkliste (Hymenoptera: Formicidae): — Ber. nat.-med. Verein Innsbruck **88**: 237-280.

GLASER F. (2005): Rote Liste gefährdeter Ameisen Vorarlbergs. — Rote Listen 3, Vorarlberger Naturschau, Dornbirn: 1-127.

GLASER F. (2006): Waldameisenmonitoring im Rahmen der Verjüngungs-Zustands Inventur im Tiroler Wald. Erhebungen im Jahr 2006 & Gesamtauswertung VZI 2004 (Nordalpen) und VZI 2006 (Nordtirol südlich des Inns, Osttirol). – Unveröffentlichter Endbericht im Auftrag des Amtes der Tiroler Landesregierung, Abteilung Umweltschutz und in enger Kooperation mit der Landesforstdirektion Tirol: 1-63.

GLASER F. (2008): Verbreitung, Nestdichten und Ökologie hügelbauender Waldameisen der Gattung *Formica* im Tiroler Wald. — Mitt. Dtsch. Ges. allg. angew. Ent. **16**: 143 – 147.

GLASER F. (2009): Ameisen (Hymenoptera, Formicidae) im Brennpunkt des Naturschutzes. – Eine Analyse für die Ostalpen und Österreich. — Denisia **25**: 79-92.

GORB E.V. & S.N. GORB (2003): Seed dispersal by ants in a deciduous forest ecosystem. — Mechanisms, strategies, adaptations. Dordrecht: Kluwer Academic Press: 1-225.

GOROPASHNAYA A.V., FEDOROV V.B. & P. PAMILO (2004a): Recent speciation in the *Formica rufa* group ants (Hymenoptera, Formicidae): inference from mitochondrial DNA phylogeny. — Molecular Phylogenetics and Evolution **32**: 198-206.

GOROPASHNAYA A.V., FEDOROV V.B., SEIFERT B. & P. PAMILO (2004b): Limited phylogeographical structure across Eurasia in two red wood ant species *Formica pratensis* and *F. lugubris* (Hymenoptera, Formicidae). — Molecular Ecology **13**: 1849-1858.

GÖßWALD K. (1942): Rassenstudien an der roten Waldameise *Formica rufa* L. auf systematischer, oekologischer, physiologischer und biologischer Grundlage. — Zeitschrift für Angewandte Entomologie **28**: 62-124.

GÖßWALD K. (1989): Die Waldameise. Biologie, Ökologie und forstliche Nutzung. Band 1. Biologische Grundlagen, Ökologie und Verhalten. — Aula Verlag, Wiesbaden: 1-660.

GÖßWALD K. (1990): Die Waldameise. Biologie, Ökologie und forstliche Nutzung. Band 2. Die Waldameise im Ökosystem Wald, ihr Nutzen und ihre Hege. — Aula Verlag, Wiesbaden: 1-510.

GYLLENSTRAND N., SEPPÄ P. & P. PAMILO (2004): Genetic differentiation in sympatric wood ants, *Formica rufa* and *F. polyctena*. — Insectes Sociaux **51**: 139-145.

HORSTMANN K. (1970): Untersuchungen über den Nahrungserwerb der Waldameisen (*Formica polyctena* FOERSTER) im Eichenwald. I. Zusammensetzung der Nahrung, Abhängigkeit von Witterungsfaktoren und von der Tageszeit. — Oecologia **5**: 138-157.

KÖRSCHGEN U. (1982): Beurteilung von Ansiedlungsmaßnahmen von Roten Waldameisen (*Formica polyctena*) im Versuchsgebiet Kleve aus Sicht der forstlichen Praxis. — Diplomarbeit an der Fachhochschule Hildesheim/Holzminden. Fachbereich Forstwirtschaft in Göttingen: 1-56.

KUTTER H. (1961): Bericht über die Sammelaktion schweizerischer Waldameisen der *Formica rufa*-Gruppe 1960/61, mit Verbreitungsskizzen. — Waldhygiene **4**: 193-202.

KUTTER H. (1967): Variationsstatistische Erhebungen an Weibchen von *Formica lugubris*. Mitt. Schweiz. Ent. Ges. **40**: 63-77.

KUTTER H. (1977): Hymenoptera – Formicidae. — In: SAUTER W. (Hrsg.): Insecta Helvetica. Schweizer Entomologische Gesellschaft, Zürich: 1-298.

LAAKSO, J., & H. SETÄLÄ. (2000): Impacts of wood ants (*Formica aquilonia* YARR.) on the invertebrate food web of the boreal forest floor. Annales Zoologici Fennici **37**: 93-100.

MAYER V. (2009): Tragedienste gegen Nahrung: Ameisen als Frucht- und Samenverbreiter. — Denisia **25**: 107-118.

NEŠPOR J. & M. NEŠPOROVÁ (2004): Basic inventarisation of *Formica aquilonia* YARROW in Blanský les. — Formica **7**: 33-41

OTTO D. (2005): Die Roten Waldameisen. Die neue Brehm-Bücherei. Band 293. — Westarp Wissenschaften, Hohenwarsleben: 1-192.

PAMILO P., VEPSÄLÄINEN K., ROSENGREN R., VARVIO-AHO S. & B. PISARSKI (1979): Population genetics of *Formica* ants II. Genetic differentiation between species. — Ann. Ent. Fenn. **45**: 65-76.

PAMILO P., CHAUTEMS D. & D. CHERIX (1992): Genetic differentiation of disjunct populations of the ants *Formica aquilonia* and *Formica lugubris* in Europe. — Insectes Sociaux **39**: 15-29.

PAVAN M. (1957): Bericht über die bisher in Italien durchgeführten Arbeiten zur biologischen Bekämpfung der Schadinsekten im Wald mit Hilfe der Roten Waldameise. — Waldhygiene **2**: 73-75.

RABITSCH W. (2009): Gebietsfremde Ameisen: Eine Übersicht (Hymenoptera: Formicidae). — Denisia **25**: 119-140.

RABITSCH W.B., DIETRICH C.O. & F. GLASER (1999): Rote Liste der Ameisen Kärntens (Insecta: Hymenoptera: Formicidae) — In: ROTTENBURG T., WIESER C., MILDNER P. & W.E. HOLZINGER (Hrsg.): Rote Listen gefährdeter Tiere Kärntens. Naturschutz in Kärnten **15**: 229-238.

RISCH A.C., JURGENSEN M.F., SCHÜTZ M., & D.S. PAGE-DUMROESE (2005): The contributions of red wood ants to soil C and N pools and CO2 emissions in subalpine forests. — Ecology **86**: 419-430.

ROSENGREN R. (1977a): Foraging strategy of wood ants (*Formica rufa* group). I. Age polyethism and topographic traditions. — Acta Zool. Fenn. **149**: 1-30.

ROSENGREN R. (1977b): Foraging strategy of wood ants (*Formica rufa* group). II. Nocturnal orientation and diel periodicity. — Acta Zool. Fenn. **150**: 1-30.

ROSENGREN R. & P. PAMILO (1983): The evolution of polygyny and polydomy mound-building *Formica* ants. — Acta Ent. Fenn. **42**: 65-77.

ROSENGREN R., FORTELIUS W., LINDSTRÖM K. & A. LUTHER (1987): Phenology and causation of nest heating and thermoregulation in red wood ants of the *Formica rufa* group studied in coniferous forest habitats in southern Finland. — Ann. Zool. Fenn. **24**: 147-155.

ROSENGREN R., SUNDSTRÖM L. & W. FORTELIUS (1993): Monogyny and poygyny in *Formica* ants: the results of alternative dispersal tactics. — In: KELLER L. (Ed.): Queen number and sociality in social insects. Oxford University Press, Oxford, New York, Tokio: 308-333.

RUPPERTSHOFEN H. (1995): Der summende Wald. 8. Auflage. — Ehrenwirth, München: 1-271.

SCHLICK-STEINER B.C., STEINER F. & S. SCHÖDL (2003a): Rote Listen ausgewählter Tiergruppen Niederösterreichs – Ameisen (Hymenoptera: Formicidae). — Amt der Niederösterreichischen Landesregierung, Abteilung Naturschutz, St. Pölten: 1-75.

SEIFERT B. (1991a): The phenotypes of the *Formica rufa* complex in East Germany. — Abh. Ber. Naturkundemus. Görlitz **65**: 1-27.

SEIFERT B. (1991b): *Formica nigricans* Emery 1909 – an ecomorph of *Fomica pratensis* Retzius 1783 (Hymenoptera, Formicidae). — Entomologica Fennica **2**: 217-226.

SEIFERT B. (1996): *Formica paralugubris* nov. spec. – a sympatric sibling species of *Formica lugubris* from the western Alps (Insecta: Hymenoptera: Formicoidea: Formicidae). — Reichenbachia **31**: 193-201.

SEIFERT B. (1999): Interspecific hybridisations in natural populations of ants by example of a regional fauna (Hymenoptera, Formicidae). — Insect. Soc. **46**: 45-52.

SEIFERT B. (2003): The „Hippie Ant“ – a case of extreme intranidal polymorphism in Fennoscandian *Formica lugubris*. — Sociobiology **42**: 285-297.

SEIFERT B. (2007): Die Ameisen Mittel- und Nordeuropas. — Lutra Verlags- und Vertriebsgesellschaft, Görlitz/Tauer: 1-368.

SEIFERT B. & A.V. GOROPASHNAYA (2004): Ideal phenotypes and mismatching haplotypes – errors of mtDNA treeing in ants (Hymenoptera: Formicidae) detected by standardized morphometry. — Org. Divers. Evol. **4**: 295-305.

SEPPÄ P. (2008): Do ants (Hymenoptera: Formicidae) need conservation and does ant conservation need genetics? — Myrmecological News **11**: 161-172.

SORVARI J. (2006) Two distinct morphs in the wood ant *Formica polyctena* in Finland: a result of hybridization? — Entomologica Fennica **17**: 1-7.

STADLER B. & T. DIXON (2008): Mutualism. Ants and their insect partners. — Cambridge University Press, New York: 1-219.

SUNDTSTRÖM L., SEPPÄ P. & P. Pamilo (2005): Genetic population structure and dispersal patterns in *Formica* ants – a review. — Ann. Zool. Fenn. **42**: 163-177.

TRAVAN J. (1994): Über Prof. Gößwalds vieljährige Versuche mit der künstlichen Ansiedlung und Vermehrung von Völkern der Roten Waldameisen (Hym., Formicidae) in Unterfranken. — Waldhygiene **20**: 97-130.

SCHWERDTFEGER F. (1970): Untersuchungen über die Wirkung von Ameisenansiedlungen auf die Dichte der Kleinen Fichtenblattwespe. — Zeitschrift für angewandte Entomologie **66**: 187-206.

VEPSÄLÄINEN K. & B. PISARSKI (1981): The taxonomy of the *Formica rufa* group: chaos before order. — In: HOWSE P.E. & J.L. CLÈMENT (Eds.): Biosystematics of social insects. – Systematics Association Special Volume 19, Academic Press, London: 27-36.

YARROW I.H.H. (1955); The British ants allied to *Formica rufa* L. (Hym., Formicidae). — Transactions of the Society for British Entomology **12**: 1-48.

ZHU D., CHAPUISAT M. & P. PAMILO (2003): Highly variable social organisation of colonies in the ant *Formica cinerea*. — Hereditas **139**(1): 7-12.

ZINK S. (1987): Zwischenbilanz einer 30-jährigen Waldameisenhege im Stadforstamt Mölln. — Diplomarbeit an der Fachhochschule Hildesheim/Holzminden. Fachbereich Forstwirtschaft in Göttingen: 1-52.

Anschrift des Verfassers:

Mag. Johann AMBACH
Margarethen 27
A-4020 Linz
Austria
E-Mail: johann.ambach@utanet.at